

УДК 581.5

## ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВОДООБМЕН ХВОЙНОГО И ЛИСТВЕННОГО ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В. Б. Придача, Г. П. Тихова, Т. А. Сазонова

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Проведено исследование влияния абиотических факторов (интенсивности ФАР, температуры и относительной влажности воздуха, дефицита упругости водяного пара) на суточные ритмы водного потенциала облиственных (охвоенных) побегов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth) в вегетационной динамике в условиях сосняка черничного свежего европейской части средней тайги (Южная Карелия). На основе анализа модельных данных установлено, что вклады ведущих факторов среды в формирование величины водного потенциала для хвойного и лиственного растения сопоставимы и межвидовые различия не обнаружены. Показано сходство доминирования ведущих факторов для обоих видов, в частности, в июле – интенсивности ФАР, в августе – относительной влажности воздуха, в сентябре – температуры воздуха. Между тем в июне выявлены значимые межвидовые отличия доминирующего влияния факторов среды на водный обмен сосны обыкновенной (относительной влажности воздуха) и березы повислой (интенсивности ФАР). Предполагается, что выявленные различия обусловлены биологическими особенностями формирования побегов и листьев (хвои) хвойного и лиственного растения в период интенсивного роста. Кроме того, отмечена некоторая инертность отклика водного потенциала облиственных (охвоенных) побегов древесных растений на резкие изменения абиотических факторов в течение суток, что обусловлено механизмом эндогенной регуляции водного обмена. Выявленное сходство ведущих абиотических факторов и их вклада в формирование величины водного потенциала хвойного и лиственного древесных растений в вегетационной динамике указывает на сходные механизмы адаптации систематически разных видов, произрастающих в одном климатическом регионе.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L.; *Betula pendula* Roth; водный потенциал; суточный ритм; сезонная динамика; факторы внешней среды.

### V. B. Pridacha, G. P. Tikhova, T. A. Sazonova. THE EFFECT OF ABIOTIC FACTORS ON WATER EXCHANGE IN CONIFEROUS AND DECIDUOUS PLANTS

The effects of abiotic factors (rate of PAR, air temperature and relative humidity, vapor pressure deficit) on the daily dynamics of the water potential in foliated (needled) shoots of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and silver birch (*Betula pendula* Roth) trees during the growing season were studied in a fresh bilberry pine forest in the European part of the middle taiga (southern Karelia). Based on the analysis of model data, it was established that the contributions of the leading environmental factors to the formation of the water potential in coniferous and deciduous plants are comparable, and no interspecific differences were found. The similarity of the environmental factors dominance is shown for the two species, namely PAR rate effect dominance in July, relative

air humidity in August, air temperature in September. In June, however, significant differences between the species were revealed in the governing influence of environmental factors on the water exchange in Scots pine (relative air humidity) and silver birch (PAR rate). These differences are supposed to be due to the biological traits of the formation of shoots and leaves (needles) in the coniferous and deciduous plants during the period of intensive growth. At the same time, we observed a somewhat inert response of the water potential in the foliated shoots of woody plants to abrupt changes in abiotic factors during the day, which is due to the mechanism of endogenous regulation of the water exchange. The similarity of the leading abiotic factors and their contributions to the formation of the water potential for coniferous and deciduous woody plants through the growing season suggests that taxonomically different species growing in the same climatic region have similar adaptation mechanisms.

**Key words:** *Pinus sylvestris* L.; *Betula pendula* Roth; water potential; diurnal rhythm; seasonal dynamics; environmental factors.

## Введение

Проблема воздействия изменяющихся климатических условий на растительный покров, его структуру и свойства, а также анализ механизмов обратного влияния растительности на условия окружающей среды являются наиболее актуальными в современных исследованиях [Bonan, 2008; Katul et al., 2012; Fatichi et al., 2015; Ольчев и др., 2017]. В рамках общих проблем глобального изменения климата и устойчивости биосферы одной из важнейших является оценка чувствительности составляющих гидрологического и биохимических циклов в разных регионах к возможным изменениям климата. Хорошим показателем влагообеспеченности фитоценозов служит величина водного потенциала ( $\Psi$ ) побегов отдельных деревьев, который отражает состояние баланса между поступлением влаги из почвы и потерями влаги в процессе транспирации и зависит от запасов воды в самом растении [Kramer, Boyer, 1995].

Работы по изучению динамики водного потенциала листьев и облиственных побегов разных видов древесных растений проводились многими исследователями [Судницын, Цельникер, 1960; Klepper, 1968; Hellkvist, Parsby, 1976; Hinckley et al., 1978; Кайбияйнен и др., 1981; Whitehead et al., 1981; Кайбияйнен, Сазонова, 1993; Сенькина, 1998; Молчанов, Молчанова, 2000; Vucci et al., 2005; Bhaskar, Ackerly, 2006; Сазонова, Придача, 2015] с целью установления временной вариабельности показателей водообмена, характеристики различных уровней водного дефицита в растении, а также выявления эндогенных и экзогенных факторов, влияющих на основные характеристики этих ритмов. Попытки подобрать приемлемый вид функциональной зависимости биоритма водного потенциала от времени суток большей частью приводили к синусоиде, которая впол-

не адекватно представляла периодическую составляющую ритма, однако на определенных временных отрезках давала серьезные погрешности для абсолютных значений аппроксимируемого показателя и не достигала желаемой точности воспроизведения суточного тренда, полученного в ходе наблюдения [Кайбияйнен, 1984; Сазонова и др., 2011; Тихова и др., 2015]. Вместе с тем при исследовании комплексного влияния абиотических факторов, в частности интенсивности ФАР, относительной влажности и температуры воздуха, на формирование величины  $\Psi$  недостаточно четко рассматривался вопрос о приоритете и величине вклада каждого из них в конечное значение исследуемого показателя на протяжении всего вегетационного периода.

Цель нашей работы – комплексное исследование влияния интенсивности ФАР, температуры и относительной влажности воздуха, дефицита упругости водяного пара на водный потенциал побегов хвойного (*Pinus sylvestris* L.) и лиственного (*Betula pendula* Roth) растений в условиях сосняка черничного свежего и оценка вклада каждого фактора внешней среды в формирование величины  $\Psi$  исследуемых древесных растений в вегетационной динамике.

## Материалы и методы

Исследования проводили в сосновом древостое европейской части средней тайги в Южной Карелии (62°13'N, 34°10'E). Пробная площадь была заложена в сосняке черничном свежем, относящемся к II–III классу бонитета. Почва – песчаный иллювиально-гумусово-железистый подзол. Основная масса корней сосредоточена на глубине 2–20 см. Грунтовые воды – на глубине 1,5–1,7 м [Сазонова и др., 2011].

Объектами исследования были деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и бере-

зы повислой (*Betula pendula* Roth) одного класса возраста – 35–45 лет, высотой до 15 м, без внешних признаков угнетения. Отбор образцов проводили с интервалом в 1 час в течение суток с июня по сентябрь в дни с разными погодными условиями. В каждый срок вели наблюдения для шести деревьев; с каждого дерева отбирали по три побега со средней части кроны. Исследования осуществляли в течение вегетационных периодов 2007–2017 гг. Объем выборки в среднем за вегетацию для каждого дерева сосны и березы составил 505 и 507 измерений величины  $\Psi$  соответственно. Измерения величины  $\Psi$  охвоенных (облиственных) побегов сосны и березы проводили с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Для определения интенсивности света, температуры и относительной влажности воздуха, дефицита упругости водяного пара использовали стандартные метеорологические приборы, систему Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc., США) и автономную систему непрерывной регистрации температуры и относительной влажности TPB-2 («Инженерные технологии», Россия). Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Для обработки результатов применяли методы описательной статистики [Гланц, 1999], а также процедуру множественной линейной регрессии [Glantz, Slinker, 2003]. Анализ взаимосвязей между факторами среды производили с помощью коэффициентов корреляции Пирсона. Проверку гипотез на статистическую достоверность различий и значимость рассчитанных статистик осуществляли при 5%-м уровне значимости. Статистическую обработку и анализ данных проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica v. 10.

## Результаты и обсуждение

Проведенное исследование вегетационной динамики суточного ритма водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов сосны и березы показало, что суточный ритм исследуемого показателя обоих видов может быть аппроксимирован синусоидой только с большой ошибкой. Анализ суточных трендов водного потенциала свидетельствует о его ритмичной смене и некоторой паузе, которая наступает в ночные часы. Такой тренд не укладывается в стандартную колебательную модель и предполагает применение метода сплайнов или другого сложного сочетания различных функций

в разное время суток для более точного описания суточной динамики величины  $\Psi$ . В этой связи мы отказались от косинор-анализа, который применяли ранее для моделирования изменения величины  $\Psi$  в течение суток [Тихова и др., 2015]. При разработке нами множественной регрессионной модели динамики водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов сосны и березы в качестве переменной отклика был принят водный потенциал, множество предикторов составили абиотические факторы среды, значения которых регистрировали одновременно со значениями  $\Psi$  обоих видов, в частности, температура воздуха ( $T$ ), относительная влажность воздуха ( $RH$ ), дефицит упругости водяного пара ( $VPD$ ) и интенсивность ФАР ( $PAR$ ). Следует отметить, что в содержательном смысле данная модель не претендует на описание влияния абиотических факторов на величину  $\Psi$ , поскольку она не позволяет вычленивать вклад эндогенного компонента суточного ритма в изменение водного потенциала. Вместе с тем такая постановка задачи позволяет выявить ассоциативную связь исследуемого показателя с комплексом абиотических факторов в целом и вклад каждого из них в эту ассоциацию.

Предварительно проведенный корреляционный анализ регистрируемых факторов внешней среды (расчет парных коэффициентов корреляции Пирсона) показал, что структура взаимосвязей этих факторов различна в разные сроки вегетационного периода. Этот факт позволил нам разделить весь период наблюдений на календарные месяцы и получить кросс-корреляционные матрицы (табл. 1). Парные коэффициенты корреляции, рассчитанные по данным, полученным в июне, июле и августе, указывают на чрезвычайно сильную линейную взаимосвязь между  $VPD$  –  $RH$ , а также  $VPD$  –  $T$ , что требует проверки значимости коэффициентов регрессионного уравнения.

По экспериментальным данным методом множественного регрессионного анализа были получены математические модели взаимосвязи водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов сосны и березы с факторами внешней среды:

$$\Psi = a_0 + a_1 \cdot T + a_2 \cdot RH + a_3 \cdot VPD + a_4 \cdot PAR,$$

где  $\Psi$  – водный потенциал (МПа);  $T$  – температура воздуха (°C);  $RH$  – относительная влажность воздуха (%);  $VPD$  – дефицит упругости водяного пара (кПа);  $PAR$  – интенсивность ФАР (мкмоль/м<sup>2</sup>·с);  $a_0$ – $a_4$  – коэффициенты модели. Значения коэффициентов регрессионного уравнения и другие статистические парамет-

Таблица 1. Матрица корреляций между факторами среды в вегетационной динамике

Table 1. Correlation matrix between environmental factors in vegetation dynamics

Факторы Factors	Июнь June				Июль July			
	<i>T</i>	<i>RH</i>	<i>VPD</i>	<i>PAR</i>	<i>T</i>	<i>RH</i>	<i>VPD</i>	<i>PAR</i>
<i>T</i>	1	-0,68*	0,83*	0,42*	1	-0,10	0,56*	0,30*
<i>RH</i>		1	-0,80*	-0,61*		1	-0,96*	-0,65*
<i>VPD</i>			1	0,49*			1	0,62*
<i>PAR</i>				1				1
Факторы Factors	Август August				Сентябрь September			
	<i>T</i>	<i>RH</i>	<i>VPD</i>	<i>PAR</i>	<i>T</i>	<i>RH</i>	<i>VPD</i>	<i>PAR</i>
<i>T</i>	1	-0,84*	0,85*	0,23	1	-0,10	0,59*	0,30*
<i>RH</i>		1	-0,98*	-0,44*		1	-0,60*	-0,18
<i>VPD</i>			1	0,34*			1	0,55*
<i>PAR</i>				1				1

Примечание. Здесь и далее: *T* – температура воздуха, *RH* – относительная влажность воздуха, *VPD* – дефицит упругости водяного пара, *PAR* – интенсивность ФАР; \* $p < 0,05$ .

Note. Here and hereinafter: *T* – air temperature, *RH* – relative air humidity, *VPD* – vapor pressure deficit, *PAR* – the rate of photosynthetically active radiation; \* $p < 0,05$ .

Таблица 2. Коэффициенты многомерной линейной регрессионной модели взаимосвязи водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов сосны (над чертой) и березы (под чертой) с факторами внешней среды в вегетационной динамике

Table 2. Coefficients of multidimensional linear regression model of interrelation between water potential in foliated (needled) shoots of Scots pine (above the line) and silver birch (below the line) and environmental factors in vegetation dynamics

Месяц Month	$a_0$	$a_1$	$a_2$	$a_3$	$a_4$	$R^2$
Июнь June	$\frac{-1,631^{***}}{-0,664^{***}}$	$\frac{0,017^{***}}{ns}$	$\frac{0,011^{***}}{0,004^{***}}$	$\frac{ns}{ns}$	$\frac{-0,375^{***}}{-0,330^{***}}$	$\frac{0,89^*}{0,87^*}$
Июль July	$\frac{-0,604^{***}}{-0,115^{***}}$	$\frac{-0,012^{***}}{-0,009^{***}}$	$\frac{0,004^{***}}{ns}$	$\frac{ns}{-0,017^{**}}$	$\frac{-0,349^{***}}{-0,384^{***}}$	$\frac{0,85^*}{0,86^*}$
Август August	$\frac{-1,951^{***}}{-2,664^{***}}$	$\frac{0,017^{***}}{ns}$	$\frac{0,014^{***}}{0,025^{***}}$	$\frac{ns}{0,067^{**}}$	$\frac{-0,305^{***}}{-0,287^{***}}$	$\frac{0,82^*}{0,81^*}$
Сентябрь September	$\frac{-1,130^{***}}{-0,880^{***}}$	$\frac{0,017^{***}}{0,017^{***}}$	$\frac{0,006^{***}}{0,005^{***}}$	$\frac{-0,063^{***}}{-0,067^{***}}$	$\frac{-0,231^{***}}{-0,309^{***}}$	$\frac{0,79^*}{0,74^*}$

Примечание. Здесь и далее:  $R^2$  – коэффициент детерминации; \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ; *ns* – не значимо ( $p > 0,05$ ).

Note. Here and hereinafter:  $R^2$  – coefficient of determination; \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \*\*\* $p < 0,001$ ; *ns* – not significant ( $p > 0,05$ ).

ры модели для сосны и березы, рассчитанные отдельно для каждого месяца, представлены в табл. 2.

Высокие коэффициенты детерминации для каждой модели как хвойного, так и лиственного растения указывают на достаточную степень согласия модели с имеющимися выборочными данными. Вместе с тем в моделях для сосны, рассчитанных по данным июня, июля и августа, регрессионные коэффициенты для фактора *VPD* были незначимыми ( $p > 0,05$ ). Это позволило нам исключить фактор *VPD* из комплекса предикторов регрессионной модели для хвойного растения для летних месяцев (июнь–август). Однако для расчета параметров модели по данным, собранным в сентябре, были ос-

тавлены все четыре фактора. В то же время для регрессионной модели лиственного растения было показано, что *VPD* и *RH* являются взаимозаменяемыми предикторами  $\Psi$  только для трендов июня и июля, причем в июле именно фактор *VPD* вносит статистически значимый ( $p < 0,01$ ) вклад в формирование отклика водного потенциала, а не *RH* ( $p > 0,05$ ). При этом в регрессионной модели, рассчитанной по данным  $\Psi$  побегов березы для августа и сентября, в качестве предикторов были оставлены оба фактора, поскольку удаление одного из них существенно снижало коэффициент детерминации итоговой регрессионной формулы.

Также для хвойного и лиственного растений нами были рассчитаны стандартизованные ко-

Таблица 3. Стандартизованные коэффициенты многомерной линейной регрессионной модели взаимосвязи водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов сосны (над чертой) и березы (под чертой) с факторами внешней среды в вегетационной динамике

Table 3. Standardized coefficients of multidimensional linear regression model of interrelation between water potential in foliated (needled) shoots of Scots pine (above the line) and silver birch (below the line) and environmental factors in vegetation dynamics

Месяц Month	<i>T</i>	<i>RH</i>	<i>VPD</i>	<i>PAR</i>
Июнь June	$\frac{0,357^*}{ns}$	$\frac{0,688^{**}}{0,364^*}$	$\frac{ns}{ns}$	$\frac{-0,564^{**}}{-0,662^{**}}$
Июль July	$\frac{-0,222^*}{-0,176^*}$	$\frac{0,269^*}{ns}$	$\frac{ns}{-0,242^*}$	$\frac{-0,575^{**}}{-0,637^{**}}$
Август August	$\frac{0,340^*}{ns}$	$\frac{0,937^{**}}{1,411^{**}}$	$\frac{ns}{0,727^{**}}$	$\frac{-0,353^*}{-0,287^*}$
Сентябрь September	$\frac{0,614^{**}}{0,575^{**}}$	$\frac{0,364^*}{0,286^*}$	$\frac{-0,503^{**}}{-0,502^{**}}$	$\frac{-0,321^*}{-0,397^*}$

Таблица 4. Сравнительная оценка вкладов доминирующих факторов в формирование величины  $\Psi$  хвойного и лиственного растений в вегетационной динамике

Table 4. Comparative evaluation of the dominant factors contributions to  $\Psi$  formation in coniferous and deciduous plants in vegetation dynamics

Месяц Month	Сосна Scots pine	Береза silver birch
Июнь June	<i>RH</i> : 0,688 / 0,011	<i>PAR</i> : -0,662 / -0,330
Июль July	<i>PAR</i> : -0,575 / -0,349	<i>PAR</i> : -0,637 / -0,384
Август August	<i>RH</i> : 0,937 / 0,014	<i>RH</i> : 1,411 / 0,025
Сентябрь September	<i>T</i> : 0,614 / 0,0166	<i>T</i> : 0,575 / 0,0168

Примечание. Приведены значения абсолютных (справа) и стандартизованных (слева) коэффициентов регрессионной модели.

Note. The absolute (right) and standardized (left) coefficients of the regression model are given.

эффициенты регрессионной модели (табл. 3), основное преимущество которых заключается в возможности сравнения их друг с другом и последующем ранжировании соответствующих им факторов по силе воздействия на исследуемую переменную. Полученные результаты показали, что для сосны в июне и августе из всего комплекса рассмотренных нами абиотических факторов наибольший вклад в формирование величины  $\Psi$  вносит фактор *RH*, в июле доминирует фактор *PAR*, а в сентябре – *T*. На втором месте по силе связи с динамикой водного потенциала охвоенных побегов сосны стоит фактор *PAR* в июне и августе, а в июле и сентябре – факторы *RH* и *VPD* соответственно. В то же время для березы в июне и июле ведущую роль в ассоциации факторов среды с водным потенциалом играет фактор *PAR*, вклад которого в величину  $\Psi$  на единицу измерения двукратно превышает вклады других внешних параметров в этот период. Однако в последующие месяцы его значение в ассоциации факторов среды и водного потенциала значительно снижается,

уступая первенство факторам *RH* и *T* в августе и сентябре соответственно.

Следует отметить, что вклады ведущих факторов среды в формирование величины  $\Psi$  как для хвойного, так и для лиственного растения сопоставимы по численным значениям, их межвидовые различия по результатам анализа не обнаружены (табл. 4). Так, например, в июле фактор *PAR* является наиболее значимым параметром для обоих видов и определяет статистически равный вклад в формирование водного дефицита растений. Кроме того, для исследуемых видов растений отмечено сходство доминирующих факторов среды, в частности, в июле – *PAR* ( $p = 0,27$ ), в августе – *RH* ( $p = 0,05$ ), в сентябре – *T* ( $p = 0,96$ ). Однако в июне нами были выявлены межвидовые отличия вклада средообразующих факторов в формирование величины  $\Psi$ , которые зависели у сосны и березы от *RH* и *PAR* соответственно. Этот факт, вероятно, обусловлен биологическими особенностями хвойного и лиственного растения, в частности разной интенсивностью

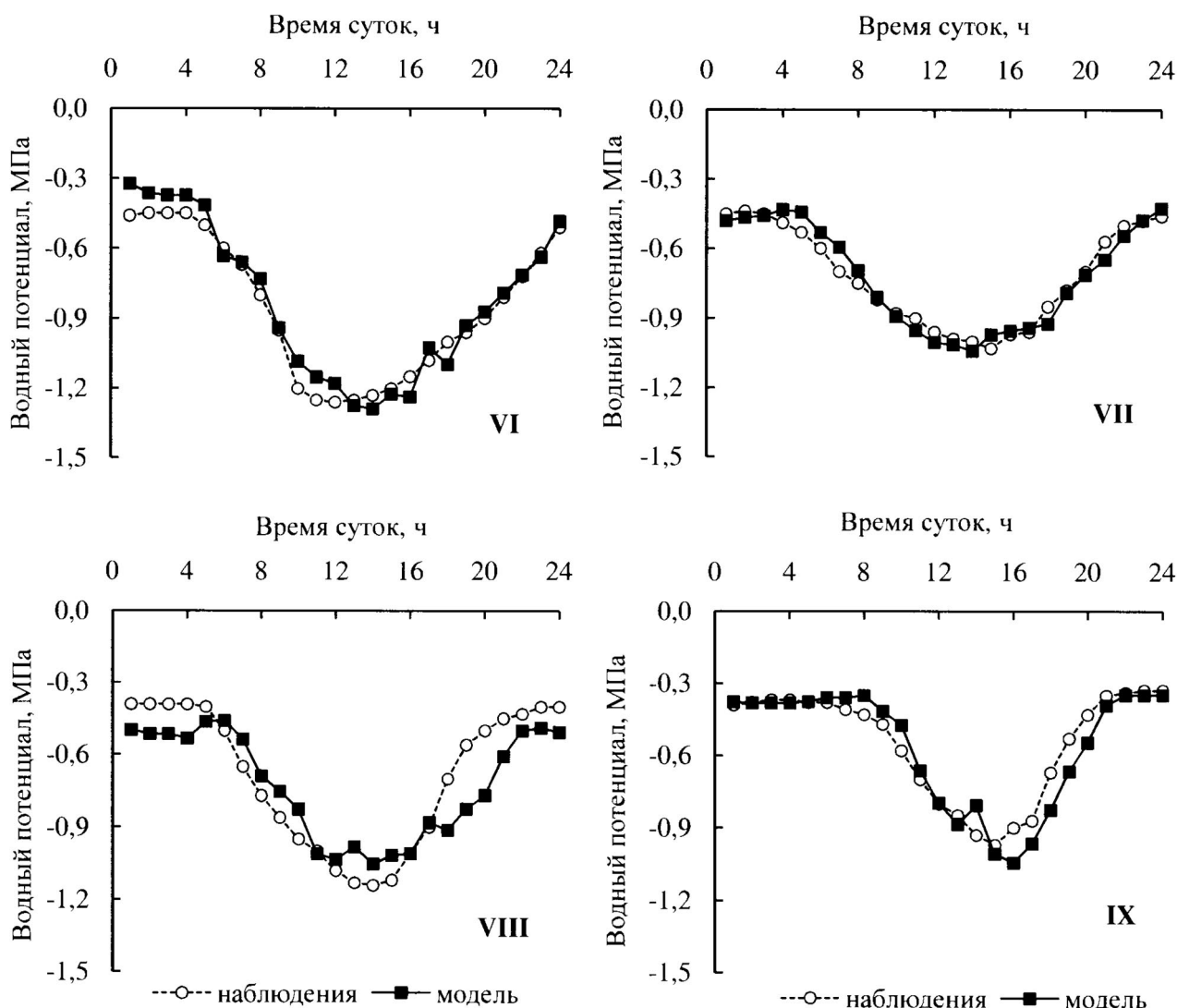


Рис. 1. Тренд суточной динамики  $\Psi$  охвоенных побегов сосны обыкновенной и его аппроксимация методом множественной линейной регрессии для разных месяцев: VI – июнь, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь

Fig. 1. The trend of daily  $\Psi$  dynamics in needled shoots of Scots pine and its approximation by the method of multiple linear regression for different months: VI – June, VII – July, VIII – August, IX – September

и продолжительностью формирования их побегов и листьев [Кищенко, Вантенкова, 2013, 2014]. Так, у березы распускание листьев происходит по мере роста побегов, тогда как у сосны полное распускание хвои происходит уже после окончания роста побегов. Таким образом, межвидовые различия формирования ассимиляционной, а также транспирирующей поверхности в период интенсивного роста (июнь) обеспечивают существенно различное влияние факторов внешней среды на исследуемый показатель водообмена сосны и березы, тогда как во все последующие месяцы и доминирующий фактор, и его вклад в формирование величины  $\Psi$  статистически сопоставимы для хвойного и лиственного растений.

Сопоставление исходных трендов водного потенциала и их модельных аппроксимаций показало, что модельное представление суточной динамики величины  $\Psi$  хвойного растения (рис. 1) проявляет большую чувствительность к кратковременным флуктуациям значений факторов среды, чем это демонстрируют исходные тренды. Для лиственного растения также можно отметить достаточно хорошее общее приближение трендов, однако к тонкой настройке механизма управления водным потенциалом березы в зависимости от абиотических факторов предложенная модель недостаточно чувствительна (рис. 2). Анализ ошибок модели суточной динамики величины  $\Psi$  охвоенных побегов сосны показал, что их распределе-

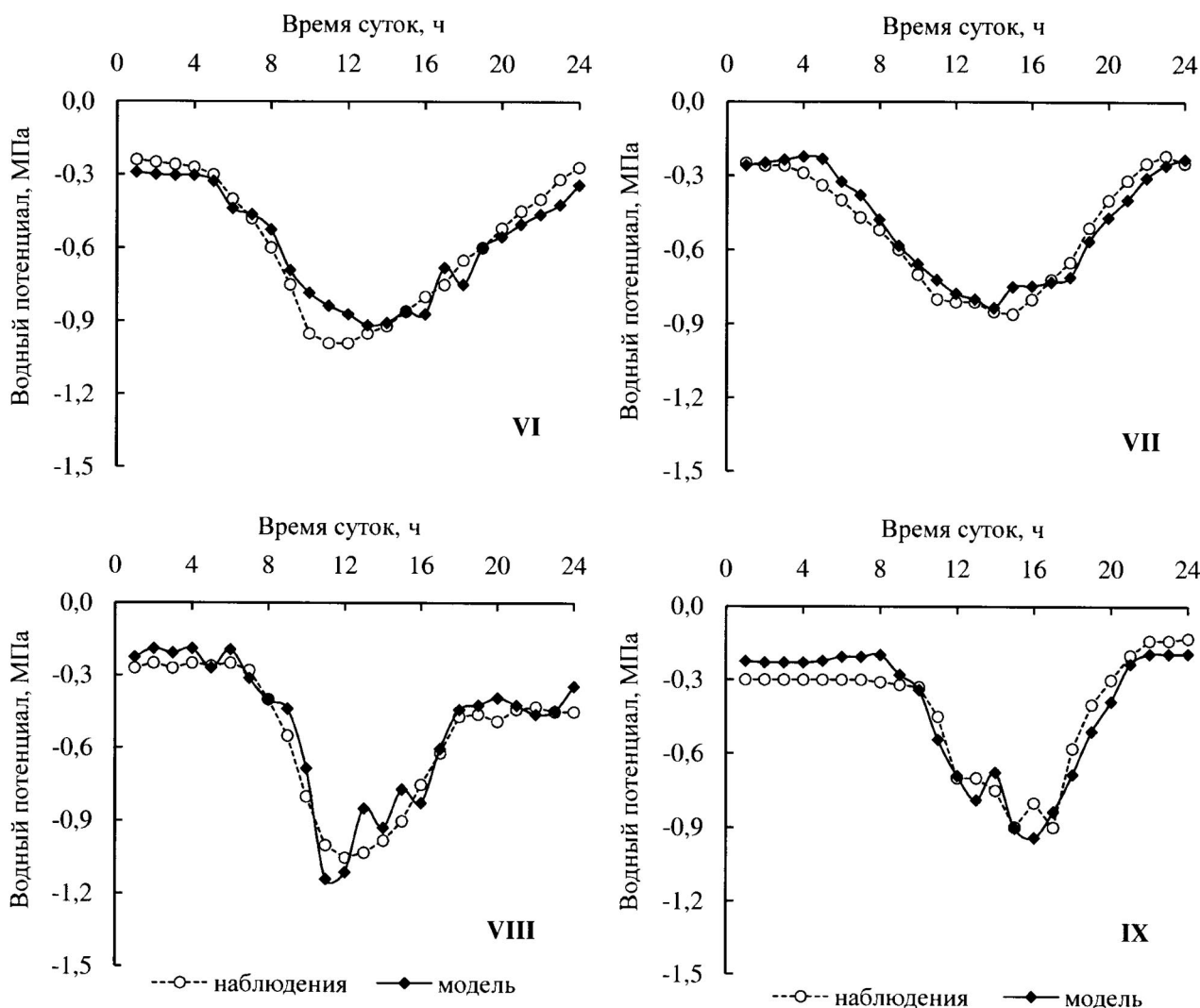


Рис. 2. Тренд суточной динамики  $\Psi$  облиственных побегов березы повислой и его аппроксимация методом множественной линейной регрессии для разных месяцев: VI – июнь, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь.

Fig. 2. The trend of daily  $\Psi$  dynamics of foliated shoots of silver birch and its approximation by the method of multiple linear regression for different months: VI – June, VII – July, VIII – August, IX – September

ние имеет неслучайный (регулярный) характер: в первой половине суток, приблизительно с 1.00 до 13.00, ошибки имеют положительный знак с пиковыми значениями, приходящимися на поздние утренние часы, тогда как во второй половине суток, после 14.00, ошибки модели имеют отрицательные значения. Этот факт может быть связан с тем, что в первой половине суток предложенная нами регрессионная модель, учитывающая только вышеперечисленные факторы внешней среды, занижает результаты по сравнению с реальными значениями, а в вечерние часы, напротив, их завышает. В отношении модели для березы наблюдается такая же погрешность. Эта регулярность и схожесть ошибок моделей для хвойного и листвен-

ного растений позволяет нам предположить, что модель не учитывает один и тот же фактор, который вносит свой значимый вклад в формирование итогового значения  $\Psi$ . При разработке модели мы исключили из рассмотрения фактор времени, так как он нарушал линейность всей математической конструкции. Величина  $\Psi$  зависит от переменной времени нелинейно. Попытка аппроксимации этой зависимости с помощью синусоиды [Тихова и др., 2015] также приводила к погрешностям, имеющим регулярный характер на области определения, ограниченной 24 часами. Периодичность зависимости ошибок модели от переменной времени с 24-часовым периодом колебаний позволяет предположить эндогенную составляющую,

которая вносит свой вклад в конечное значение  $\Psi$  в каждый конкретный момент времени суток.

Некоторая инертность отклика водного потенциала побегов древесных растений на резкие изменения абиотических факторов в течение суток обусловлена механизмом эндогенной регуляции водного обмена. Так, при определенной величине  $\Psi$  начинается устьичное ограничение транспирации, что снижает интенсивность дегидратации водопроводящих путей. Степень и интенсивность такой гидравлической регуляции варьирует среди видов и зависит от размера, структуры и функционального типа растения [Buckley, 2005; Domec et al., 2010; Martín-Gómez et al., 2017]. В ряде исследований критический порог потери влаги также связывают с величиной  $\Psi$ , индуцирующего потерю гидравлической проводимости ксилемы ствола хвойных [Brodribb, Cochard, 2009] и лиственных [Urli et al., 2013] древесных растений на 50 и 80 % соответственно. У исследуемого нами хвойного растения ограничение транспирационных расходов влаги посредством закрывания устьиц начинается при значениях  $\Psi$   $-1,0...-1,1$  МПа [Сазонова и др., 2005]. При этом снижение оводненности ствола у березы происходит при более высоких значениях  $\Psi$  облиственного побега [Сазонова и др., 2015], поскольку диапазон величин  $\Psi$ , которому соответствует максимальная скорость водного потока у березы, сдвинут в сторону более высоких значений ( $-0,4...-0,6$  МПа) по сравнению с сосной ( $-0,6...-0,95$  МПа). В то же время анализ многолетних данных суточной динамики водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов хвойного и лиственного видов выявил постоянство диапазонов их предрассветных ( $\Psi_{\text{поб. макс}}$ ) и дневных ( $\Psi_{\text{поб. мин}}$ ) значений, которые составили для сосны  $-0,3...-0,7$  и  $-0,65...-1,5$  МПа и для березы  $-0,1...-0,45$  и  $-0,5...-1,6$  МПа соответственно [Сазонова и др., 2015, 2017]. Умеренная реакция на выбросы значений факторов внешней среды и более монотонное по сравнению с модельным изменение функции водного потенциала также могут быть обусловлены накоплением влаги в стволе в ночной период для смягчения колебаний между транспирацией листа и поступлением воды в корень в дневные часы.

## Заключение

Проведенное исследование влияния абиотических факторов среды на водообмен хвойного (*Pinus sylvestris* L.) и лиственного (*Betula pendula* Roth) растений позволило оценить вклад интенсивности ФАР, температуры и относительной влажности воздуха, дефицита упругости водя-

ного пара в формирование величины  $\Psi$  древесных растений в вегетационной динамике. Предложенные нами модели взаимосвязи водного потенциала охвоенных (облиственных) побегов сосны и березы с факторами внешней среды являются статистически значимыми аппроксимациями наблюдаемых трендов, однако модельное представление проявляет большую чувствительность к резким изменениям факторов внешней среды в течение суток по сравнению с реальным трендом величины  $\Psi$  побегов сосны и березы. Периодический неслучайный характер ошибок моделей свидетельствует о наличии неучтенной в данной модели периодически изменяющейся переменной. В дальнейшем с целью усовершенствования предложенной модели необходимо выявить функциональную связь этой переменной с водным потенциалом, что позволит повысить точность аппроксимации и прогностическую ценность модели.

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0220-2017-0002) и при финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).*

## Литература

- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Кайбияйнен Л. К. Ритмологические и параметрические аспекты адаптации растений к конкретным условиям среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1984. С. 53–65.
- Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Вариации водных потенциалов в системе «почва-растение-атмосфера» на примере сосны обыкновенной // Лесоведение. 1993. № 3. С. 41–47.
- Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Тихов П. В. Транспирационные потоки в ксилеме сосны и динамика потребления влаги // Лесоведение. 1981. № 2. С. 27–34.
- Кищенко И. Т., Вантенкова И. В. Сезонный рост лиственных лесообразующих видов в таежной зоне России (на примере Карелии). Петрозаводск: ПетрГУ, 2013. 94 с.
- Кищенко И. Т., Вантенкова И. В. Сезонный рост хвойных лесообразующих видов в таежной зоне России (на примере Карелии). Петрозаводск: ПетрГУ, 2014. 163 с.
- Молчанов А. Г., Молчанова Т. Г. Предрассветный водный потенциал листьев дуба как показатель влагообеспеченности растений // Лесоведение. 2000. С. 72–74.
- Ольчев А. В., Авилов В. К., Байбар А. С., Белотелов Н. В., Болондинский В. К., Иванов Д. Г., Кузьмина Е. В., Курбатова Ю. А., Левашова Н. Т.,



Мамкин В. В., Мангура П. А., Молчанов А. Г., Мухартова Ю. В., Никитин М. А., Новенко Е. Ю., Придача В. Б., Ривин Г. С., Розинкина И. А., Сазонова Т. А., Сандлерский Р. Б., Суркова Г. В., Холопцева Е. С. Леса европейской территории России в условиях меняющегося климата. М.: КМК, 2017. 276 с.

Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения // Лесоведение. 2017. № 4. С. 311–318. doi: 10.7868/S0024114817040076

Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск: Verso, 2011. 207 с.

Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К., Колосова С. В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 7. С. 1012–1022.

Сазонова Т. А., Придача В. Б. Влияние влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена сосны обыкновенной в Южной Карелии // Лесоведение. 2015. № 6. С. 470–477.

Сазонова Т. А., Софронова И. Н., Новичонок Е. В., Придача В. Б. Водный режим древесных растений в условиях достаточного почвенного увлажнения на северо-западе России // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2015. № 8–2. С. 299–302.

Сенькина С. Н. Водный обмен хвои деревьев ели разного возраста // Лесоведение. 1998. № 1. С. 60–68.

Судницын И. И., Цельникер Ю. Л. О соотношении давления почвенной влаги и сосущей силы листьев древесных пород // ДАН СССР. 1960. Т. 131. С. 1457–1459.

Тихова Г. П., Придача В. Б., Сазонова Т. А. Исследование динамики водного потенциала растений *Betula pendula* Roth с помощью косинор-анализа // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 3. С. 60–72. doi: 10.15393/j1.art.2015.4321

Bhaskar R., Ackerly D. D. Ecological relevance of minimum seasonal water potentials // *Physiol. Plantarum*. 2006. Vol. 127. P. 353–359. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00718.x

Bonan G. B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests // *Science*. 2008. Vol. 320. P. 1444–1449. doi: 10.1126/science.1155121

Brodribb T. J., Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers // *Plant Physiol*. 2009. Vol. 149. P. 575–584. doi: 10.1104/pp.108.129783

Bucci S. J., Goldstein G., Meinzer F. C., Franco A. C., Campanello P., Scholz F. G. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf

water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees // *Trees*. 2005. Vol. 19. P. 296–304. doi: 10.1007/s00468-004-0391-2

Buckley T. N. The control of stomata by water balance // *New Phytologist*. 2005. Vol. 168. P. 275–292. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x

Domec J. C., Schäfer K., Oren R., Kim H. S., McCarthy H. R. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO<sub>2</sub> concentration // *Tree Physiology*. 2010. Vol. 30. P. 1001–1015. doi: 10.1093/treephys/tpq054

Fatichi S., Pappas C., Ivanov V. Modeling plant – water interactions: an ecohydrological overview from the cell to the global scale // *WIREs: Water*. 2015. P. 1–42. doi: 10.1002/wat2.1125

Glantz S. A., Slinker B. K. Primer of applied regression and analysis of variance. New York: McGraw-Hill, 2003. P. 162–318.

Hellkvist J., Parsby J. The water relations of *Pinus sylvestris*. III. Diurnal and seasonal patterns of water potential // *Physiol. Plant*. 1976. Vol. 38, no 1. P. 61–68. doi: 10.1111/j.1399-3054.1976.tb04859.x

Hinckley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees // *Forest Science*. 1978. Monog. 20. 72 p.

Katul G. G., Oren R., Manzoni S., Higgins C., Parlange M. B. Evapotranspiration: a process driving mass transport and energy exchange in the soil-plant-atmosphere-climate system // *Rev. Geophys*. 2012. Vol. 50. P. 1–25. doi: 10.1029/2011RG000366

Klepper B. Diurnal pattern of water potential in woody plants // *Plant Physiology*. 1968. Vol. 43, no. 12. P. 1931–1934. doi: 10.1104/pp.43.12.1931

Kramer P. J., Boyer J. S. Water relations of plants and soil. New York: Academic, 1995. 495 p.

Martín-Gómez P., Aguilera M., Pemán J., Gil-Pelegrín E., Ferrio J. P. Contrasting ecophysiological strategies related to drought: the case of a mixed stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*) // *Tree Physiology*. 2017. Vol. 37. P. 1478–1492. doi: 10.1093/treephys/tpx101

Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burrett R., Delzon S. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees // *Tree Physiology*. 2013. Vol. 33. P. 672–683. doi: 10.1093/treephys/tpx030

Whitehead D., Jarvis P. G., Kozłowski T. T. Coniferous forests and plantations // *Water deficits and plant growth* / Ed. T. T. Kozłowski. New York: Academic Press, 1981. P. 49–152.

Поступила в редакцию 28.05.2018

## References

Glantz S. Mediko-biologicheskaya statistika [Biomedical statistics]. Moscow: Praktika, 1999. 459 p.

Kaibiyainen L. K. Ritmologicheskie i parametricheskie aspekty adaptatsii rastenii k konkretnym us-

loviyam sredy [Rhythmological and parametric aspects of plant adaptation to specific environmental conditions]. *Adaptatsiya drevesnykh rastenii k ekstremal'nym usloviyam sredy* [Woody plants adapta-

tion to extreme conditions]. Petrozavodsk, 1984. P. 53–65.

Kaibiyainen L. K., Sazonova T. A. Variatsii vodnykh potentsialov v sisteme «pochva-rastenie-atmosfera» na primere sosny obyknovnoy [Variation of water potential in a soil – plant – water system by the example of the Scots pine]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 1993. No. 3. P. 41–47.

Kaibiyainen L. K., Sazonova T. A., Tikhov P. V. Transpiratsionnye potoki v ksileme sosny i dinamika potrebleniya vlagi [Transpiration flows in Scots pine xylem and dynamics of moisture uptake]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 1981. No. 2. P. 27–34.

Kishchenko I. T., Vantenkova I. V. Sezonnii rost listvennykh lesoobrazuyushchikh vidov v taezhnoi zone Rossii (na primere Karelii) [Seasonal growth of deciduous forest-forming species in the taiga zone of Russia (by the example of Karelia)]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2013. 94 p.

Kishchenko I. T., Vantenkova I. V. Sezonnii rost khvoynykh lesoobrazuyushchikh vidov v taezhnoi zone Rossii (na primere Karelii) [Seasonal growth of coniferous forest-forming species in the taiga zone of Russia (by the example of Karelia)]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2014. 163 p.

Molchanov A. G., Molchanova T. G. Predrassvetnyi vodnyi potentsial list'ev duba kak pokazatel' vlagobespechennosti rastenii [Pre-dawn water potential of an oak leaves as an indicator of plants moisture availability]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 2000. No. 2. P. 72–74.

Ol'chev A. V., Avilov V. K., Baibar A. S., Belotelov N. V., Bolondinskii V. K., Ivanov D. G., Kuz'mina E. V., Kurbatova Y. A., Levashova N. T., Mamkin V. V., Mangura P. A., Molchanov A. G., Mukhartova Y. V., Nikitin M. A., Novenko E. Y., Pridacha V. B., Rivin G. S., Rozinkina I. A., Sazonova T. A., Sandler'skii R. B., Surkova G. V., Holoitseva E. S. Lesa evropeiskoi territorii Rossii v usloviyakh menyaushchegosya klimata [Forests of European Russia under climate changes]. Moscow: KMK, 2017. 276 p.

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika sosny obyknovnoy [Eco-physiological characteristics of the Scots pine]. Petrozavodsk: Verso, 2011. 207 p.

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. Vliyanie vodnogo defitsita khvoi sosny obyknovnoy na fotosintez v usloviyakh dostatochnogo pochvennogo uvlazhneniya [The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 2017. No. 4. P. 311–318. doi: 10.7868/S0024114817040076

Sazonova T. A., Kaibiyainen L. K., Kolosova S. V. Diagnostika vodnogo rezhima *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [Diagnostics of water regime of *Pinus sylvestris* (Pinaceae)]. *Bot. zhurn.* 2005. Vol. 90, no. 7. P. 1012–1022.

Sazonova T. A., Pridacha V. B. Vliyanie vlagobespechennosti peschanykh pochv na parametry vodoobmena sosny obyknovnoy v Yuzhnoi Karelii [The effects of moisture availability of sandy soils on water exchange of Scots pine in Southern Karelia]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 2015. No. 6. P. 470–477.

Sazonova T. A., Sofronova I. N., Novichonok E. V., Pridacha V. B. Vodnyi rezhim drevesnykh rastenii v us-

loviyakh dostatochnogo pochvennogo uvlazhneniya na severo-zapade Rossii [Water regime of woody plants under sufficient soil moisture conditions in northwest Russia]. *Mezhd. zhurn. priklad. i fund. issled.* [Int. J. Appl. and Fund. Res.]. 2015. No. 8. P. 299–302.

Sen'kina S. N. Vodnyi obmen khvoi derev'ev eli raznogo vozrasta [Water exchange of needles in different-aged spruce trees]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 1998. No. 1. P. 60–68.

Sudnitsyn I. I., Tsel'niker Y. L. O sootnoshenii davleniya pochvennoi vlagi i sosushchei sily list'ev drevesnykh porod [On the ratio between the pressure of soil moisture and the suction force of woody plants leaves]. *DAN SSSR*. 1960. Vol. 131. P. 1457–1459.

Tikhova G. P., Pridacha V. B., Sazonova T. A. Issledovanie dinamiki vodnogo potentsiala rastenii *Betula pendula* Roth s pomoshch'yu kosinor-analiza [Study of the water potential dynamics in *Betula pendula* Roth trees using cosinor analysis]. *Printsipy ekol.* [Principles of Ecol.]. 2015. Vol. 4, no. 3. P. 60–72. doi: 10.15393/j1.art.2015.4321

Bhaskar R., Ackerly D. D. Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiol. Plantarum*. 2006. Vol. 127. P. 353–359. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00718.x

Bonan G. B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*. 2008. Vol. 320. P. 1444–1449. doi: 10.1126/science.1155121

Brodribb T. J., Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiol.* 2009. Vol. 149. P. 575–584. doi: 10.1104/pp.108.129783

Bucci S. J., Goldstein G., Meinzer F. C., Franco A. C., Campanello P., Scholz F. G. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees*. 2005. Vol. 19. P. 296–304. doi: 10.1007/s00468-004-0391-2

Buckley T. N. The control of stomata by water balance. *New Phytologist*. 2005. Vol. 168. P. 275–292. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x

Domec J. C., Schäfer K., Oren R., Kim H. S., McCarthy H. R. Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Tree Physiology*. 2010. Vol. 30. P. 1001–1015. doi: 10.1093/treephys/tpq054

Fatichi S., Pappas C., Ivanov V. Modeling plant – water interactions: an ecohydrological overview from the cell to the global scale. *WIREs: Water*. 2015. P. 1–42. doi: 10.1002/wat2.1125

Glantz S. A., Slinker B. K. Primer of applied regression and analysis of variance. New York: McGraw-Hill, 2003. P. 162–318.

Hellkvist J., Parsby J. The water relations of *Pinus sylvestris*. III. Diurnal and seasonal patterns of water potential. *Physiol. Plant*. 1976. Vol. 38, no. 1. P. 61–68. doi: 10.1111/j.1399-3054.1976.tb04859.x

Hinckley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *Forest Science*. 1978. Monogr. 20. 72 p.

Katul G. G., Oren R., Manzoni S., Higgins C., Parlange M. B. Evapotranspiration: a process driving mass transport and energy exchange in the soil-plant-atmosphere-climate system. *Rev. Geophys.* 2012. Vol. 50. P. 1–25. doi: 10.1029/2011RG000366

Klepper B. Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiology.* 1968. Vol. 43, no. 12. P. 1931–1934. doi: 10.1104/pp.43.12.1931

Kramer P. J., Boyer J. S. Water relations of plants and soil. New York: Academic, 1995. 495 p.

Martín-Gómez P., Aguilera M., Pemán J., Gil-Pelegrín E., Ferrío J. P. Contrasting ecophysiological strategies related to drought: the case of a mixed stand

of Scots pine (*Pinus sylvestris*) and a submediterranean oak (*Quercus subpyrenaica*). *Tree Physiology.* 2017. Vol. 37. P. 1478–1492. doi: 10.1093/treephys/tpx101

Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology.* 2013. Vol. 33. P. 672–683. doi: 10.1093/treephys/tpt030

Whitehead D., Jarvis P. G., Kozlowski T. T. Coniferous forests and plantations. *Water deficits and plant growth.* New York: Academic Press, 1981. P. 49–152.

Received May 28, 2018

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Придача Владислава Борисовна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: pridacha@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

### **Тихова Галина Петровна**

ведущий математик  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: tikhovag@gmail.ru  
тел.: (8142) 768160

### **Сазонова Татьяна Аркадьевна**

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт леса КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: sazonova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 768160

## CONTRIBUTORS:

### **Pridacha, Vladislava**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: pridacha@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 768160

### **Tikhova, Galina**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: tikhovag@gmail.ru  
tel.: (8142) 768160

### **Sazonova, Tatiana**

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 768160